

Aus dem Physiologischen Institut
der Freien Universität Berlin
Direktor: Professor Dr. H.-P. Koepchen

Die Summation von Erregung und direkter Hemmung im rezeptiven Feld retinaler Neurone der Katze

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Christine Büttner

aus Hahnenklee

1971
1

Aus dem Physiologischen Institut
der Freien Universität Berlin
Direktor: Professor Dr. H.-P. Koepchen

Die Summation von Erregung und direkter Hemmung im rezeptiven Feld retinaler Neurone der Katze

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Christine Büttner

aus Hahnenklee

Referent: Professor Dr. med. O.-J. Grüsser

Korreferent: Professor Dr. med. H. Hager



Gedruckt mit Genehmigung der medizinischen
Fachbereiche der Freien Universität Berlin

Promoviert am: 20. Dezember 1971

GLIEDERUNG

I Einleitung

II Methodik

III Ergebnisse

- 1.) Zeitliche Verteilung der Reizantwort auf einen sinusförmig modulierten Lichtreiz.
- 2.) Wirkung der Phasenverschiebung von zwei Sinusreizen auf die Entladungsrate.
- 3.) Beziehung zwischen mittlerer und maximaler Entladungsrate.
- 4.) Die Frequenzeigenschaften der direkten und der lateralen Hemmung.

IV Diskussion

- 1.) Lineare Summation von direkter Hemmung und Erregung.
- 2.) Lokalisation der direkten Hemmung.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

I Einleitung

Jeder Ganglienzelle in der Netzhaut von Säugetieren kann man nach KUFFLER (1953) ein "rezeptives Feld" zuordnen. Das ist ein bestimmtes, abgrenzbares Areal im Gesichtsfeld, durch dessen Belichtung oder Verdunklung eine Reaktion an der zugehörigen Ganglienzelle ausgelöst wird. KUFFLER (1953) fand in der Retina der Katze konzentrische on-Zentrum-Neurone, bei denen Belichtung des Feldzentrums eine Erregung hervorrief, während bei Belichtung der Peripherie Hemmung auftrat. Bei Ausschalten der Beleuchtung reagierte das Zentrum dagegen mit einer Hemmung und die Peripherie mit einer Erregung. KUFFLER fand außerdem off-Zentrum-Neurone, die sich umgekehrt verhielten. Sie reagierten im Zentrum auf Belichtung mit einer Hemmung und auf Verdunklung mit einer Erregung. Die Peripherie verhielt sich jeweils antagonistisch dazu.

Die Aktivität der on-Zentrum-Neurone kann durch zwei verschiedene Einflüsse vermindert werden. Zum einen bewirkt Belichtung der hemmenden Peripherie eine Verminderung der Aktivität (laterale Hemmung), zum anderen wird durch Ausschalten des Lichtreizes im Zentrum eine postexcitatorische, direkte Hemmung ausgelöst (HARTLINE 1938 und GRANIT 1944, 1947, 1950).

Bei intrazellulären Ableitungen von Ganglienzellen der Katzenretina fand WIESEL (1965), daß die durch "Licht aus" im Zentrum ausgelöste direkte Hemmung eine Hyperpolarisation des Membranpotentials der Ganglienzelle bewirkte. Derselbe Befund ergab sich auch bei der lateralen Hemmung durch "Licht an" in der Peripherie. Diese Untersuchungen sprechen dafür, daß beide Formen der Hemmung, die laterale aus der Peripherie und die direkte aus dem Zentrum, zumindest teilweise postsynaptisch, d.h. durch hemmende Synapsen direkt an der Ganglienzellmembran ausgelöst werden.

Eine weitere Form von hemmenden Einflüssen im Feldzentrum konnte durch Untersuchungen mit zwei bis vier synchron auf

räumlich getrennte Stellen des Feldzentrums projizierten Lichtreizen unterschieden werden (BÜTTNER und SCHWANZ 1966, BÜTTNER und GRÜSSER 1966, 1968, GRÜSSER, SCHAIBLE und VIERKANT 1970). Bei diesen Experimenten ergab sich, daß die neuronale Reizantwort, die man durch Reizung mit zwei oder mehr Punkten erhielt, wesentlich kleiner war als die rechnerisch ermittelte Summe der Reizantworten, die man bei Reizung mit jedem der Punkte allein erhalten hatte. Diese Form der Hemmung, welche die räumliche Summation von Erregungen im rezeptiven Feldzentrum beeinflußt, verhält sich nicht-linear. Sie kann von GRÜSSER, SCHAIBLE und VIERKANT (1970) am besten durch ein Modell mit multiplikativer Vorwärtsinhibition, deren Angriffspunkt wahrscheinlich präsynaptisch liegt, erklärt werden.

Wir können unterscheiden:

(1) direkte (postexcitatorische) Hemmung im Feldzentrum, die postsynaptisch wirkt.

(2) laterale Hemmung im Feldzentrum mit präsynaptischem Angriffspunkt. Sie gehört wahrscheinlich zum Typ der multiplikativen Vorwärtsinhibition.

(3) laterale Hemmung aus der Feldperipherie, welche vorwiegend postsynaptisch wirksam ist.

Histologisch lassen sich die direkte und die laterale Hemmung einmal der vertikalen und einmal der horizontalen Organisation in der Retina zuordnen. Die vertikalen Kanäle verlaufen von den Rezeptoren über die Bipolaren zur Ganglienzelle. In diese Kanäle lokalisieren wir die direkte Hemmung (Typ (1)). Die horizontalen Kanäle, zu denen die Horizontalzellen und die Amakrinen gehören, scheinen dagegen bei der Entstehung von Typ (2) und (3) der lateralen Hemmung entscheidend zu sein.

Um die Eigenschaften der direkten, postexcitatorischen Hemmung (Typ (1)) genauer zu untersuchen, mußten wir ein Ver-

fahren wählen, das ihren hemmenden Einfluß quantitativ meßbar machte. Wir benutzten zu diesem Zweck zwei sinusförmig modulierten Lichtreize, die nebeneinander in das Feldzentrum projiziert wurden. Der eine Punkt ließ sich kontinuierlich gegen den anderen phasenverschieben. So wurde im Extremfall, bei 180° Phasenverschiebung, der eine Punkt gerade hell, während der andere dunkel wurde. Auf diese Weise ließ sich der hemmende Einfluß des "Licht aus" Effektes des einen Punktes auf die durch den anderen Punkt gerade erregte Ganglienzelle messen.

Bei den Untersuchungen von BÜTTNER und GRÜSSER (1968) und GRÜSSER, SCHAIBLE und VIERKANT (1970) mit sinusförmig modulierten Lichtreizen hat sich ergeben, daß sich der Frequenzgang der lateralen Hemmung im Feldzentrum (Typ (2)) wesentlich von dem Frequenzgang der Erregung unterscheidet. Man könnte die Ergebnisse dieser Untersuchungen allerdings auch durch die Annahme eines unterschiedlichen Phasenfrequenzganges von Erregung und direkter Hemmung in einem Frequenzbereich von 5-20 Hz erklären. Um genauere Aussagen über die Frequenzeigenschaften der direkten Hemmung machen zu können, untersuchten wir mit phasenverschobenen Sinuslichtreizen in Frequenzbereichen von 0,5 - 30 Hz.

Folgende beide Fragen sollten also durch die Untersuchungen beantwortet werden:

(1) Wie ist die Summation von direkter Hemmung und Erregung im rezeptiven Feldzentrum, wenn zwei räumlich getrennte Stellen gereizt werden?

(2) Ist der Amplituden- und Phasenfrequenzgang der direkten Hemmung von dem der Erregung verschieden?

II Methodik

Präparation: 16 ausgewachsene Katzen wurden mit Pentobarbiturat (30-35 mg/kg i.p.) betäubt. Durch eine Venüle in der vena femoralis erhielten die Tiere eine Dauerinfusion eines Curare-Flaxedil-Gemisches, um Augenbewegungen zu unterdrücken. Die Tiere wurden künstlich beatmet. Die Temperatur wurde mit Hilfe einer beheizten Unterlage konstant auf 38° C gehalten. Der Kopf der Tiere wurde mit zwei Stiften in den knöchernen Gehörgängen und mit Metallbügeln, die von oben gegen die Jochbögen und von unten gegen die Maxille fixiert wurden, in ein stereotaktisches Gerät eingespannt. Nachdem die Schädelcalotte freigelegt worden war, wurde dorsal der Coronarnaht mit einem Kronbohrer ein Loch gebohrt, das mit einer Luer'schen Zange auf etwa 1 cm Durchmesser erweitert wurde. Mit Hilfe des stereotaktischen Gerätes konnte der tract. opticus nach einem topographischen Atlas von F. Reinoso-Suárez aufgesucht werden. Ein Austrocknen der Cornea wurde durch Haftsclalen verhindert. Die Pupille wurde mit Prostigmin auf einen horizontalen Durchmesser von 0,5-1 mm verengt. Bei dieser Pupillenweite werden Refraktionsanomalien bis ± 3 Dptr. ausgeglichen.

Registrierung:

Durch das Bohrloch in der Schädeldecke wurden nach Entfernung der Dura Wolframmikroelektroden mit einem Spitzendurchmesser unter 1 μ (HUBEL 1957) in den tract. opticus eingeführt. Es wurde von Neuronen abgeleitet, deren rezeptives Feld in einem Radius von 15° um die area centralis herum gelegen war. Die bis zu 5 mV großen, von Einzelfasern abgeleiteten Aktionspotentiale wurden zunächst vorverstärkt und dann auf einem Tektronix-565-Oscillographen dargestellt. Auch die Ableitungen der beiden Photoelemente, die sich im Strahlengang der Sinuslichtreize befanden, wurden über den Oscillographen sichtbar gemacht. Mit einer Recordine-Kamera von TOENNIES konnte das Oscillographenbild aufgenommen werden. Von allen Experimenten wurden die Daten auf Magnetbänder gespeichert. Zur Auswertung

der Magnetbänder wurde ein Linc-PDP-8-Computer verwendet. Während der Versuche diente ein "Hartmann u. Braun"-Zähler, der die mittlere Entladungsrate bestimmte, als Kontrolle. Nach jeder Neueinstellung wurde eine Einschwingzeit von 20 - 30 sec eingehalten, bevor registriert wurde.

Reizung:

Das Reizmuster wurde auf einen 90 x 90 cm großen Mattschirm projiziert, der 80-85 cm vom Auge der Katze entfernt war. Der Mattschirm bestand aus feucht aufgespanntem weißem, relativ dichtem Papier. Es wurde weißes Licht von einer 150 W Jod-Quarzlampe verwendet. Im Lichtstrahl befand sich ein Polarisationsfilter, das mit verschiedenen Geschwindigkeiten gedreht werden konnte. Das so vorpolarisierte Licht fiel auf eine unmittelbar vor dem Mattschirm befestigte Scheibe, auf der weitere kleine Polarisationsfilter kreisförmig in Zweier-Gruppen angebracht waren. Je eins dieser Filter war in seiner Polarisationsrichtung konstant gehalten. Das andere war in 8 verschiedenen Richtungen aufgeklebt worden, so daß Phasenverschiebungen von 0° , 45° , 90° , 135° , 180° , 225° , 270° und 315° resultierten. Jede dieser Zweier-Gruppen bedeckte zwei kleine, runde Löcher, die sich in der Scheibe befanden. Die Löcher hatten beide einen Durchmesser von $0,22^{\circ}$ und von Rand zu Rand einen Abstand von $0,15^{\circ}$. Außerdem gab es die Möglichkeit, den einen Punkt (A) und den anderen Punkt (B) allein zu belichten. Die Scheibe mit den aufgeklebten Filtern war ohne Zwischenraum auf einer weiteren Scheibe befestigt, gegen die sie stufenweise gedreht werden konnte. In der zuletzt genannten Scheibe waren noch einmal zwei Löcher von gleicher Größe ($0,22^{\circ}$) und gleichem Abstand ($0,15^{\circ}$), die mit den Löchern der vorderen Scheibe zur Deckung gebracht werden konnten. Mit Hilfe dieser zweiten Scheibe war es möglich, jeweils nur die gewünschte Kombination der beiden Punkte auf den Mattschirm zu projizieren. Außerdem wurden bei jeder Einstellung zwei Silizium-Photoelemente mitbelichtet, die sich in einer Aussparung der Scheibe neben den beiden Löchern befanden. Durch diese Anordnung konnte

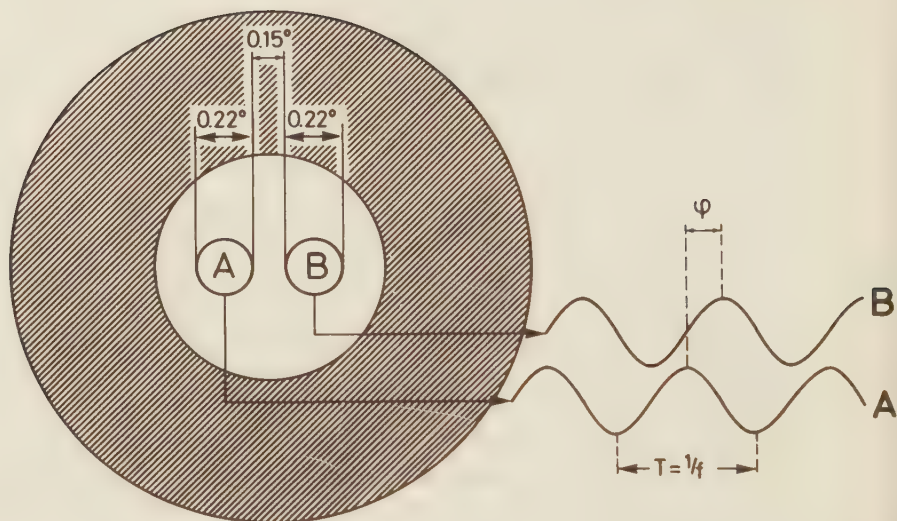


Abb. 1 Schematische Zeichnung des Feldzentrums (weiß) mit den beiden Lichtpunkten A und B. Größe und Abstand der beiden Punkte blieben konstant, während die Sinusfrequenz und der Phasenwinkel ϕ zwischen den beiden Reizen variiert wurden. Das hemmende Umfeld ist schraffiert dargestellt.

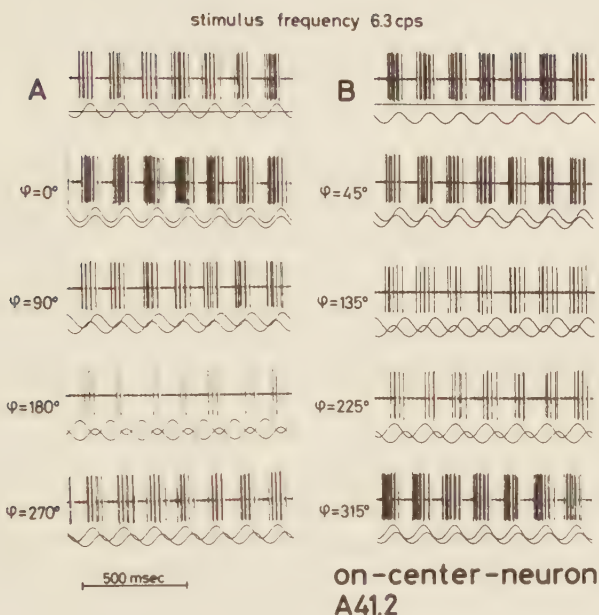


Abb. 2 Originalregistrierung eines on-Zentrum-Neurons. Die Sinuslichtreize sind jeweils unter den Reizantworten abgebildet. Bei diesem Beispiel wurde mit einer Frequenz von 6,3 Hz gereizt. Die Punkte wurden in A und B (siehe Abb. 1) allein belichtet und gemeinsam mit zwischen 0 und 315° stufenweise verschobenem Phasenwinkel φ .

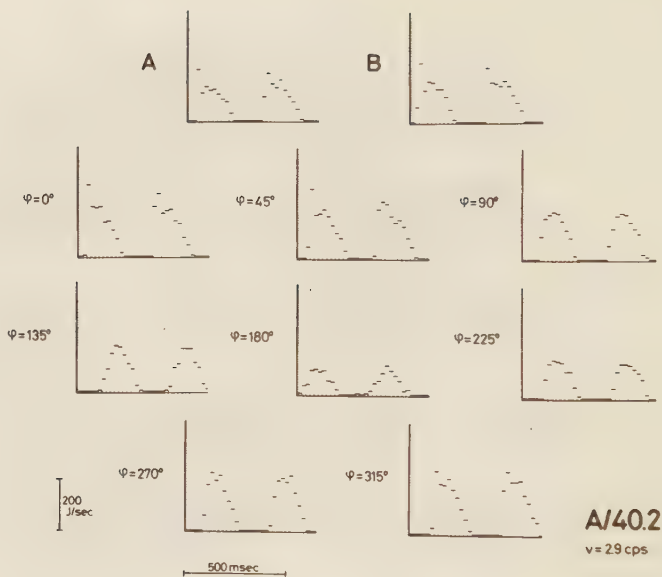


Abb. 3 Abbildung der vom Computer gemittelten Daten eines on-Zentrum-Neurons, das mit einer Frequenz von 2,9 Hz gereizt wurde. Die Entladungen wurden in Zeiteinheiten (bins) von 20 msec bestimmt und von 10 identischen Reizen gemittelt. Die Antworten A und B wurden bei Einzelpunktreizung erhalten. Die übrigen Diagramme zeigen die Antworten bei Belichtung beider Punkte gemeinsam mit Phasenverschiebungen zwischen 0-315°. Die Amplitude der Reizantworten nimmt mit zunehmendem Phasenwinkel φ bis 180° deutlich ab, um bei weiter zunehmendem Phasenwinkel wieder größer zu werden.

sowohl die Phasenverschiebung als auch die Frequenz des Sinuslichtreizes bestimmt werden. Die maximale Leuchtdichte lag in diesen Experimenten bei 200-230 asb. Die Hintergrundbeleuchtung des Mattschirms lag zwischen 2 und 4 asb. Der Modulationsgrad des Sinuslichtreizes betrug 95-99%.

Mit Hilfe einer Taschenlampe wurde groborientierend die Lage eines rezeptiven Feldes auf dem Mattschirm festgestellt. Anschließend wurde mit einem kleinen Lichtpunkt von $0,1^\circ$ die genaue Lage des Feldzentrums bestimmt. Dann wurde die Scheibe mit dem Reizmuster so aufgestellt, daß die beiden Punkte A und B etwa gleichgroße Aktivierungen bewirkten, was mit Hilfe des "Hartmann u. Braun"-Zählers überprüft wurde (Abb. 1).

Datenanalyse:

Die Antworten von 32 on-Zentrum-Neuronen wurden auf Magnetbänder aufgenommen. Jedes Neuron wurde durchschnittlich 1,5 Std. registriert. Bei der Auswertung mit dem Linc-PDP-8 Computer wurde das von Frau J. Vierkant-Glathe geschriebene "Spifre"-Programm benutzt. Mit Hilfe dieses Programms wurde die Anzahl der Entladungen in Zeiteinheiten zwischen 5 und 50 msec bestimmt und von 20 bis 50 identischen Reizen gemittelt. Die einzelnen Werte wurden normiert als $[\text{Impulse} \cdot \text{sec}^{-1}]$ ausgegeben. Wir erhielten auf diese Weise ein Bild über die zeitliche Verteilung der Reizantwort in Beziehung zum Reizmuster. Die Differenz zwischen Maximum und Minimum der so gewonnenen Entladungsraten wurde als Amplitude der Reizantwort bezeichnet. Mit einem weiteren Programm wurde die mittlere Entladungsrate $\bar{E} [\text{Impulse} \cdot \text{sec}^{-1}]$, bezogen auf eine Sinusperiode, bestimmt. Die Daten wurden numerisch ausgegeben und graphisch auf dem Oscilloscope des Computers dargestellt.

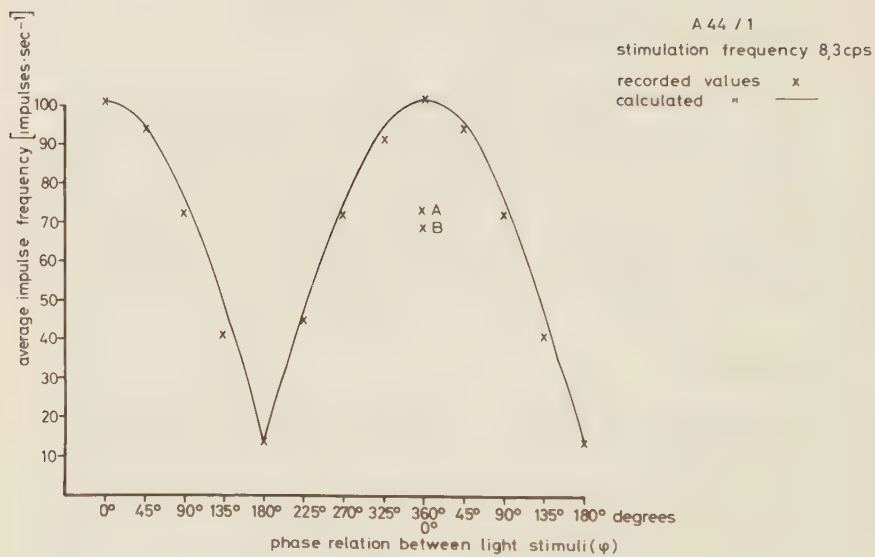


Abb. 4

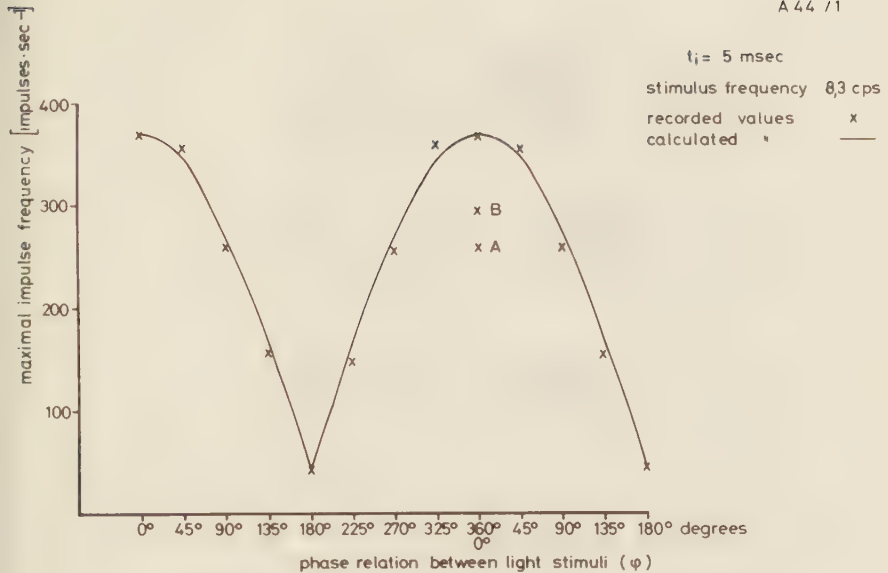


Abb. 4 und 5 Daten eines on-Zentrum-Neurons (Frequenz = 8,3 Hz). Es wurde die Beziehung zwischen der mittleren Entladungsrate $\bar{R}$ und dem Phasenwinkel φ aufgetragen (Abb. 4). In Abb. 5 wurde das gleiche Verhältnis für die maximale Entladungsrate $R_{\max}$ gebildet. Es zeigte sich kein grundlegender Unterschied im Verlauf der Kurven. Die gemessenen Werte sind durch Kreuze und die nach Gleichung (4) bzw. (6) errechneten Werte sind durch die ausgezogene Linie dargestellt. A und B sind die mittlere bzw. maximale Entladungsrate bei Einzelpunktreizung.

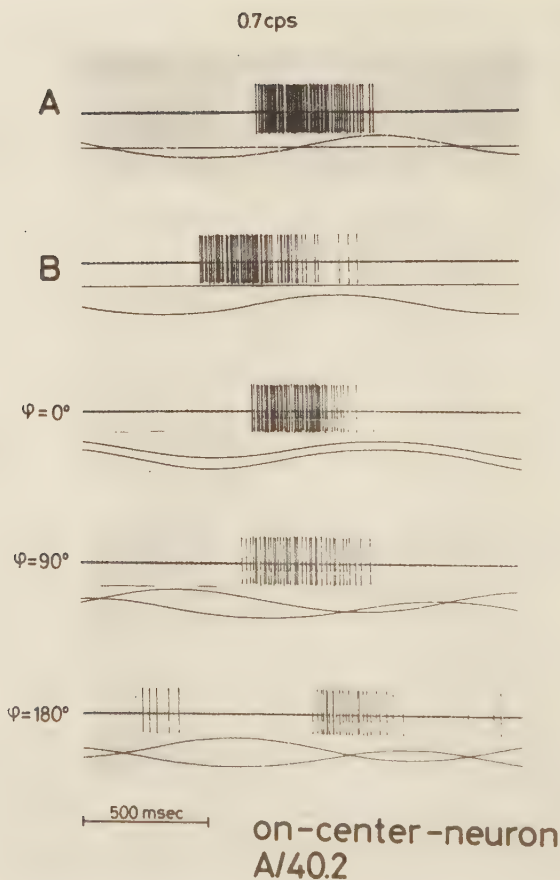


Abb. 6 Originalregistrierung eines on-Zentrum-Neurons bei Reizung mit niedriger Frequenz (0,7 Hz). Die Lichtreize sind jeweils unter den Reizantworten aufgezeichnet. Die beiden Einzelantworten A und B und drei verschiedene Phasenwinkel φ zwischen den beiden Reizen sind gezeigt. Bei den beiden Einzelantworten und bei der Reaktion auf phasensynchrone Lichtreize ($\varphi = 0^\circ$) fällt die Asymmetrie der Reaktion auf.

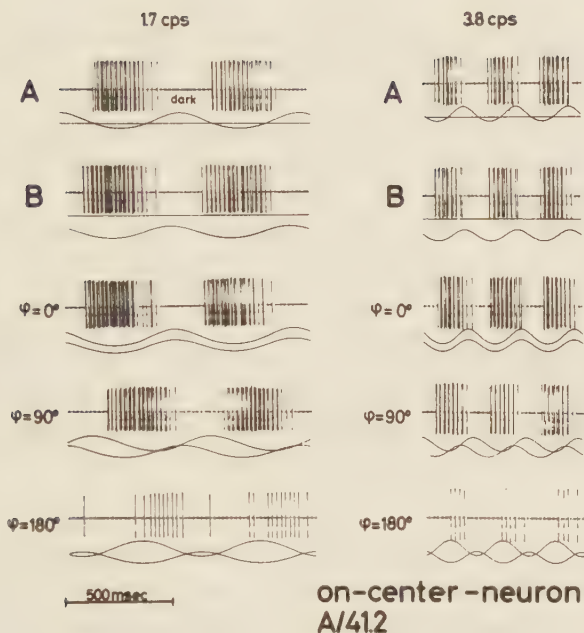


Abb. 7 Vergleich eines on-Zentrum-Neurons, das mit Frequenzen von 1,7 und 3,8 Hz gereizt wurde. In diesem Fall bedeutet eine Abwärtsbewegung bei der Aufzeichnung der Photozellen Zunahme der Leuchtdichte. Die beiden Einzelantworten A und B und drei verschiedene Phasenwinkel φ zwischen den beiden Reizen sind für jede Frequenz gezeigt. Bei der schnelleren Frequenz von 3,8 Hz ist die Asymmetrie der Reaktion weniger ausgeprägt.

III Ergebnisse

1.) Zeitliche Verteilung der Reizantwort auf einen sinusförmig modulierten Lichtreiz.

Bei Betrachtung der beiden Einzelantworten A und B in Abb. 6 und Abb. 3 fällt auf, daß die zeitliche Verteilung der Reizantworten asymmetrisch ist. Auf das Ansteigen der Leuchtdichte reagiert das Neuron mit einem steilen Anstieg der Reaktion bis zum Impulsratenmaximum, worauf ein relativ flacher Abfall der Entladungsrate erfolgt. Diese Asymmetrie der Reizantwort wird "Nicht-Linearität erster Art" genannt (RACKENS-PERGER und GRÜSSER 1966). Sie verschwindet, wenn man mit Frequenzen über 3-5 Hz reizt. In Abb. 7 ist diese Veränderung des zeitlichen Ablaufs der Reaktion zu erkennen, wenn man die neuronale Antwort auf Sinuslichtreizung mit einer Frequenz von 3,8 Hz mit der Reaktion auf eine Frequenz von 1,7 Hz vergleicht.

Als "Nicht-Linearität zweiter Art" wird die Pause zwischen den Reizantworten bezeichnet, welche durch Schwellenmechanismen zu erklären ist. Die Pausen zwischen den Reizantworten verschwinden nicht bei höheren Frequenzen, sondern werden noch deutlicher ausgeprägt. Sie traten auch bei Versuchen auf, bei denen wir die Leuchtdichte der Sinusreize durch neutrale Graufilter verminderten.

2.) Wirkung der Phasenverschiebung von zwei Sinusreizen auf die Entladungsrate.

In Abb. 2 ist gezeigt, wie ein Neuron auf zwei stufenweise gegeneinander phasenverschobene Sinuslichtreize reagiert. Die Anzahl der Entladungen nimmt bis zu einer Phasenverschiebung von 180° allmählich ab, um bei weiterer Phasenverschiebung entsprechend wieder zuzunehmen. Dies ist auch in Abb. 3, einer Auswertung mit dem Computer, deutlich zu erkennen. Tragen wir die mittlere Entladungsrate $\bar{E}$ gegen den Phasenwinkel φ auf,

so ergibt sich die Abb. 4. Auf dieser Abbildung ist besonders gut zu sehen, daß eine Phasenverschiebung von 135° auf 180° eine wesentlich größere Abnahme der Entladungsrate bewirkt, als eine gleichgroße Phasenverschiebung von 0° auf 45° .

Zwischen der Aktivität des Neurons und dem Phasenwinkel besteht also offenbar keine lineare Beziehung. Wir konnten aber zwei Gleichungen aufstellen, die eine einfache mathematische Beziehung zwischen der mittleren und maximalen Entladungsrate in Abhängigkeit vom Phasenwinkel φ herstellen.

2.1) Gleichphasische Sinuslichtreize

Die "Nicht-Linearität erster Art", d.h. die Asymmetrie der Reaktion tritt bei gleichphasischer Reizung verstärkt in Erscheinung, sofern sie bei den Einzelantworten vorhanden war (Abb. 3).

Die Befunde von BÜTTNER und GRÜSSER (1968), daß die neuronale Reizantwort auf zwei phasensynchrone Sinuslichtreize nicht der algebraischen Summe der beiden Einzelantworten entspricht, konnten durch unsere Experimente bestätigt werden. Die neuronale Reaktion ist im allgemeinen kleiner als die rechnerisch ermittelte Summe. In höheren Frequenzbereichen wurde die neuronale Summation besser. In unseren Versuchen erreichte sie ein Maximum zwischen 15 und 25 Hz.

2.2) Gegenphasische Sinuslichtreize

Bei gegenphasischer Reizung wurde sowohl die mittlere als auch die maximale Entladungsrate wesentlich kleiner als bei Reizung mit einem Punkt allein. Die mittlere Entladungsrate war etwa so groß wie die Spontanaktivität. Der zeitliche Ablauf der Reaktion verhielt sich unterschiedlich. Drei Formen von Reaktionsabläufen traten auf:

a) Die Verteilung der Entladungen entsprach dem Bild, das man bei diffuser Belichtung erhält.

b) Pro Sinusperiode traten zwei Spikegruppen auf. Jede wies einen Gipfel auf, der sich jeweils dem Beleuchtungsmaximum eines Sinus zuordnen ließ (Abb. 8). Diese Reaktionsform fanden wir besonders häufig bei langsamen Frequenzen.

c) Es trat nur ein Reaktionsgipfel pro Sinusperiode auf (Abb. 3). Das Maximum einer solchen Reaktion war immer kleiner als das Maximum der Antwort bei Reizung mit einem Punkt allein.

Die Reaktionsform a) könnte vermuten lassen, daß auf Grund unscharfer Abbildung das gleiche Bild wie bei diffuser Beleuchtung entstanden ist. Zwei um 180° verschobene Lichtreize würden ja, wenn sie auf identischen Netzhautstellen zur Abbildung kämen, wie diffuses Licht wirken. Diese Vermutung konnte aber durch die Beobachtung ausgeschlossen werden, daß wir alle drei Reaktionsformen bei verschiedenen Neuronen desselben Tieres fanden.

2.3) Einfluß der Leuchtdichte auf die Reaktion phasenverschobener Sinuslichtreize.

In einigen Experimenten verminderten wir die Leuchtdichte der Sinusreize durch neutrale Graufilter. Dabei wurde deutlich, daß sich der Verlauf der Kurven (mittlere und maximale Entladungsrate in Abhängigkeit vom Phasenwinkel φ), wie sie in Abb. 4 und 5 dargestellt sind, im Prinzip nicht ändert. Die Reaktion bei phasensynchroner Reizung wird kleiner, während bei gegenphasischer Reizung kaum eine Änderung auftritt. Dies führt dazu, daß die Kurven zwar die gleiche Form behalten, aber flacher werden.

3.) Beziehung zwischen mittlerer und maximaler Entladungsrate

Da die maximale Entladungsrate von markscheidenhaltigen Optikus-Fasern auf 550 bis 850 Entladungen/sec (ENROTH 1952, GRÜSSER et al. 1962, 1970, STONE und FABIAN 1968) begrenzt ist, war es wichtig zu prüfen, ob Occlusion an der Ganglien-

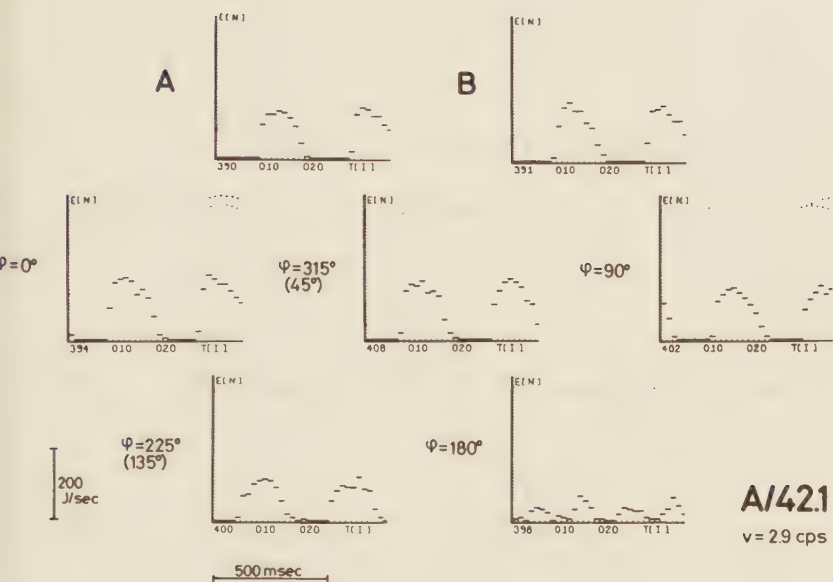


Abb. 8 Computerauswertung eines on-Zentrum-Neurons. Reizfrequenz 2,9 Hz. Die beiden Einzelantworten A und B und 5 verschiedene Phasenwinkel zwischen den beiden Lichtreizen sind abgebildet. Bei der Phasenverschiebung $\psi = 180^\circ$ treten pro Sinusperiode zwei Maxima auf.

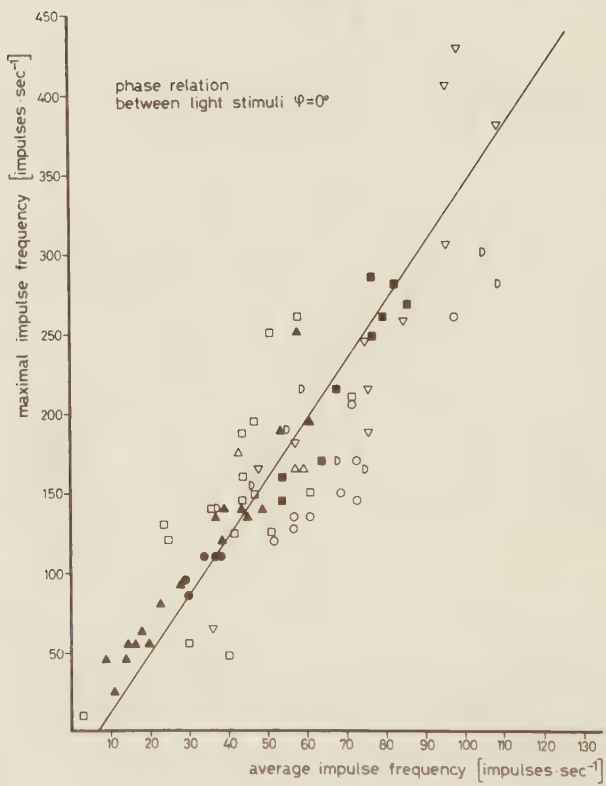


Abb. 9

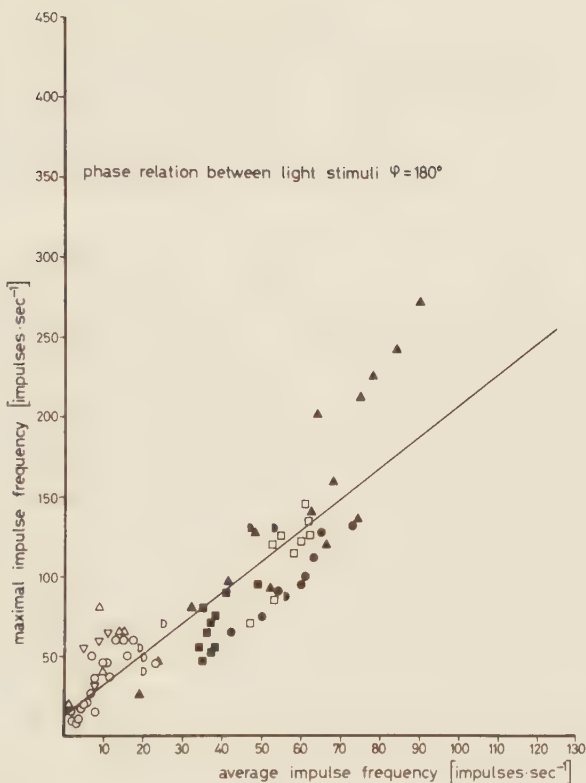


Abb. 9 und 10 Das Verhältnis der maximalen Entladungsrate ($R_{\max}$) zur mittleren Entladungsrate ($\bar{R}$) wurde einmal für gleichphasische Reize (Abb. 9) und einmal für gegenphasische Reize (Abb. 10) gebildet. Daten von 11 Neuronen, die mit unterschiedlichen Frequenzen gereizt worden waren, wurden zusammengefaßt. Der Anstieg der Regressionsgeraden in Abb. 9 beträgt 3,6 und der Anstieg der Regressionsgeraden in Abb. 10 ist 1,9. Die Symbole repräsentieren die verschiedenen Neurone.

zellmembran einen Einfluß auf unsere Versuchsergebnisse haben könnte. Wir gingen dabei von folgender Überlegung aus: Wenn Occlusion auftritt, so ist es wahrscheinlich, daß sie sich in dem Zeitabschnitt auswirkt, in dem die maximale Entladungsrate gemessen wird. Ihr Einfluß auf die über die ganze Sinusperiode gemittelte Entladungsrate dürfte dagegen relativ gering sein.

In den Abbildungen 9 und 10 stellten wir die Beziehung zwischen der maximalen und der mittleren Entladungsrate einmal bei gleichphasischen und einmal bei 180° phasenverschobenen Lichtreizen her. Wir verwendeten die Daten von 11 Neuronen bei verschiedenen Frequenzen. In beiden Abbildungen ist zu sehen, daß auch bei hohen Entladungsraten kein wesentliches Abweichen von einer linearen Beziehung zwischen mittlerer und maximaler Entladungsrate auftritt. Auch der Anstieg der beiden errechneten Geraden: 3,6 für gleichphasische Lichtpunkte und 1,9 für gegenphasische, widerspricht der Annahme, daß Occlusion eine Rolle spielen könnte. Denn in diesem Fall wäre zu erwarten, daß die Gerade für gegenphasische Lichtreize einen steileren Anstieg haben müßte als die Gerade für gleichphasische Lichtreize, da wir uns bei gegenphasischer Reizung in Bereichen geringerer Aktivität befinden und so die Occlusion einen geringeren Einfluß haben müßte.

4.) Die Frequenzeigenschaften der direkten und der lateralen Hemmung.

4.1) Die Frequenzabhängigkeit eines einzelnen Flimmerlichtreizes.

Trägt man die mittlere Entladungsrate eines einzelnen Punktes (A oder B in Abb. 11) gegen die Frequenz auf, so zeigt sich, daß die Entladungsrate mit steigender Frequenz zunächst zunimmt, um bei weiter steigender Frequenz wieder abzufallen. Diese Beobachtung wurde schon bei früheren Untersuchungen gemacht, unter anderem auch mit rechteckiger Flimmerlichtreizung

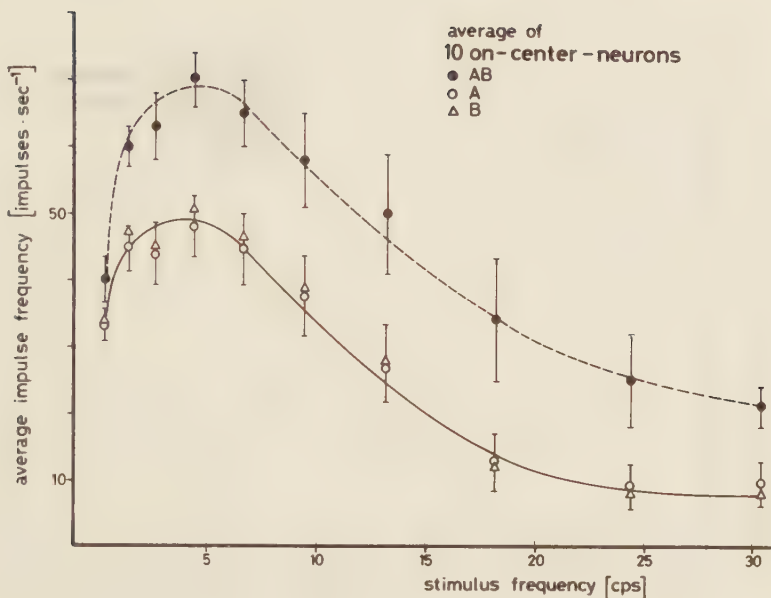


Abb. 11 Die mittlere Entladungsrate ($\bar{R}$), die von 10 on-Zentrum-Neuronen gemittelt wurde, ist in Abhängigkeit von der Reizfrequenz aufgetragen. AB gibt die Reizantwort bei phasensynchroner Reizung wieder. A und B symbolisieren die Antwort bei Einzelpunktreizung. Die senkrechten Striche geben die Standardabweichung an.

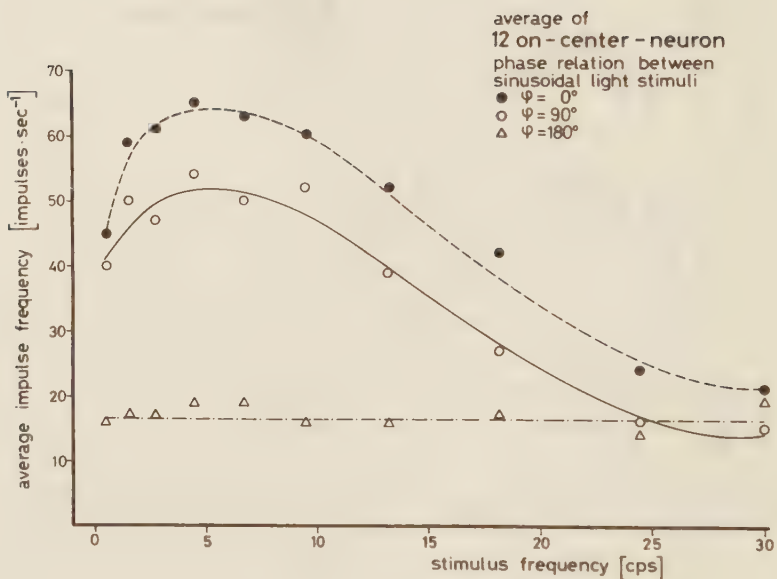


Abb. 12 Die von 12 on-Zentrum-Neuronen gemittelte mittlere Entladungsrate ($\bar{R}$) ist gegen die Frequenz aufgetragen. Kurven für phasensynchrone und um $\varphi = 90^\circ$ und 180° phasenverschobene Reize sind dargestellt.

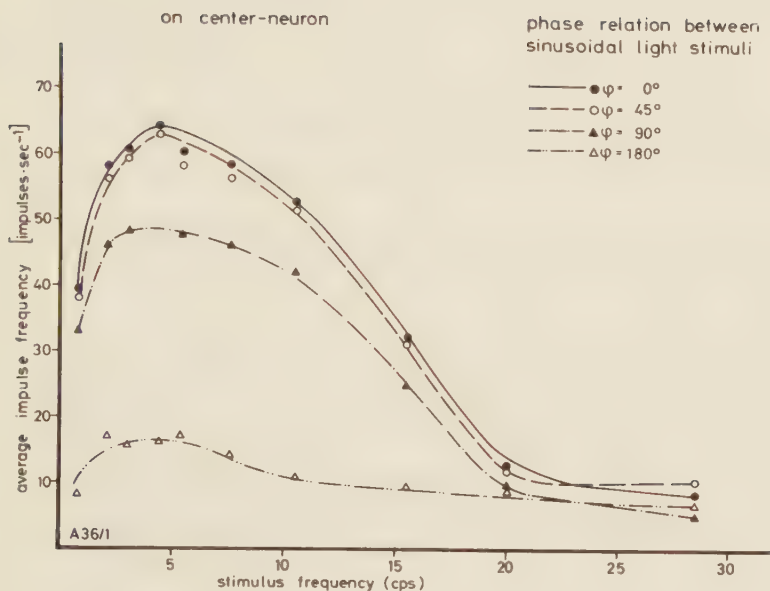


Abb. 13 Die mittleren Entladungsraten ($\bar{R}$) eines on-Zentrum-Neurons sind in Abhängigkeit von der Frequenz aufgetragen. Phasenverschiebungen von 0° , 45° , 90° und 180° ergaben die vier Kurven in der Reihenfolge von oben nach unten.

(GRÜSSER und CREUTZFELDT, 1957, REIDEMEISTER und GRÜSSER 1959, FUKADA et al. 1966). Das Maximum der Reizantwort wird zwischen 5 und 20 Hz erreicht. Dabei besteht eine Abhängigkeit von der Größe und der Helligkeit des Lichtreizes. In unseren Experimenten wurde das Maximum zwischen 4 und 8 Hz erreicht. Von diesem Maximum fielen die Entladungsraten mit zunehmender Frequenz kontinuierlich ab und erreichten bei etwa 25 Hz einen konstanten Wert, der etwa der Spontanaktivität entsprach.

4.2) Die Frequenzabhängigkeit der räumlichen Summation von zwei Reizen.

Wie schon erwähnt, entspricht die rechnerisch ermittelte Summe der beiden Einzelantworten nicht der neuronalen Antwort auf synchrone Reizung mit beiden Punkten (BÜTTNER und GRÜSSER 1968). Die neuronale Reizantwort bei Doppelpunktreizung ist im allgemeinen kleiner als die algebraische Summe der beiden Einzelantworten und weist zudem eine Abhängigkeit von der Frequenz auf. Bei Frequenzen unter 2 bis 3 Hz war die räumliche Summation schwach, mit steigender Frequenz wurde sie dann besser, um zwischen 15 und 25 Hz ein Maximum zu erreichen (Abb. 11). Die Verbesserung der räumlichen Summation ab 15 Hz könnte man durch Schwellenmechanismen erklären. In diesem Frequenzbereich nehmen die Entladungsraten der beiden Einzelreize deutlich ab. Durch Doppelreizung könnte eine entsprechende Schwelle überschritten werden und dadurch eine höhere Entladungsrate erzielt werden.

Für den Bereich unter 15 Hz sind die Eigenschaften der lateralen Hemmung im Feldzentrum entscheidend. GRÜSSER et al. (1970) beschreiben die laterale Hemmung als einen "Inhibitions-Pool", der in dem Frequenzbereich von 0,5 bis 3 Hz die besten Übertragungseigenschaften hat. Dieser Befund wurde durch unsere Beobachtung, daß die räumliche Summation von zwei Erregungen in diesem Frequenzbereich am schwächsten ist, bestätigt. Außerdem zeigte sich, daß die Inhibitionskonstante des "Pools", der entweder in der Horizontalzellschicht oder

im Amakrinen Lager lokalisiert sein könnte, mit zunehmender Frequenz bis etwa 8 bis 15 Hz kleiner wurde. Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, daß Erregung und laterale Hemmung im Feldzentrum einen unterschiedlichen Amplitudenfrequenzgang aufweisen.

4.3) Die Frequenzeigenschaften der direkten Inhibition

Die frequenzabhängige Änderung der Entladungsraten bei phasensynchroner Reizung und bei Reizung mit einem Punkt allein ging aus Abbildung 11 hervor. In Abbildung 12 sehen wir, daß die Entladungsraten bei gegenphasischer Reizung kaum eine solche Frequenzabhängigkeit aufweisen. Lediglich zwischen 2 und 8 Hz fällt ein leichter Anstieg der Entladungsraten auf. Die Kurven für Phasenverschiebungen zwischen 0° und 180° liegen, wie aus Abbildung 12 und 13 hervorgeht, im Bereich zwischen der Kurve für gegenphasische und der für gleichphasische Reize. Nach dem Verlauf dieser Kurven kann man annehmen, daß im Frequenzbereich unter 20 Hz der Amplituden- und Phasenfrequenzgang der direkten Hemmung nicht von dem der Erregung verschieden ist.

Aus den Abbildungen 14 und 15 geht noch einmal hervor, daß sich lediglich die Höhe der Erregung frequenzabhängig ändert, daß aber der Verlauf der Kurven (mittlere und maximale Entladungsrate gegen den Phasenwinkel φ) der gleiche bleibt. Um die Abhängigkeit der Erregung von der Frequenz auszuklammern, haben wir in Abb. 16 die normierten Entladungsraten in Abhängigkeit vom Phasenwinkel φ für verschiedene Frequenzbereiche aufgetragen. (Die Entladungsraten bei synchroner Reizung wurden = 100% gesetzt). Die so entstandenen Kurven zeigten gute Übereinstimmung und unterstützten weiter unsere Annahme einer linearen Beziehung zwischen der direkten Hemmung und der Erregung im rezeptiven Feldzentrum.

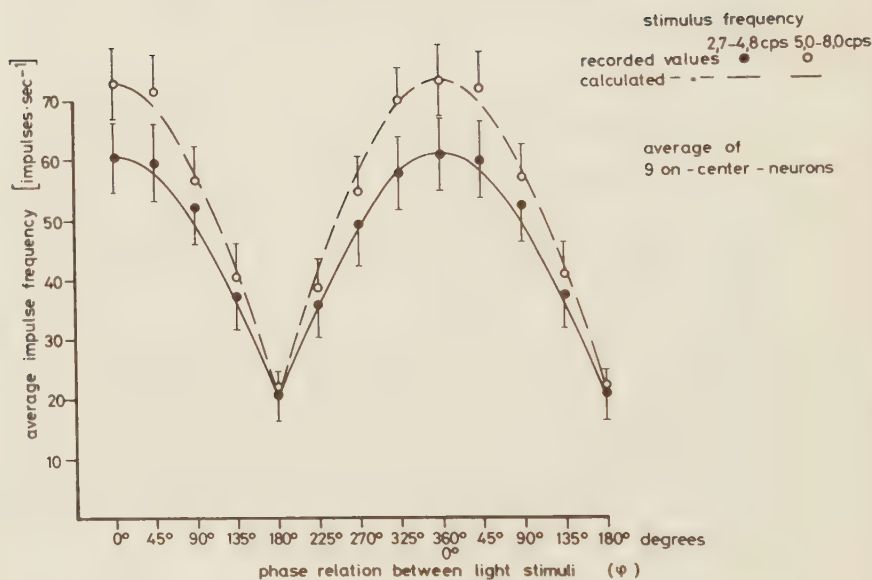


Abb. 14

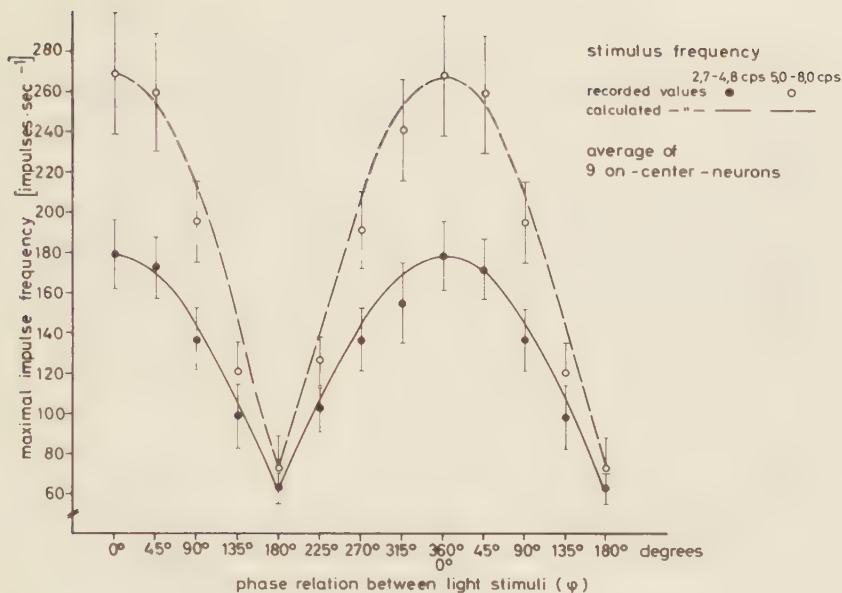


Abb. 14 und 15 Die von 9 on-Zentrum-Neuronen gemittelte mittlere Entladungsrate $\bar{R}$ (Abb. 14) und maximale Entladungsrate $R_{\max}$ (Abb. 15) ist in Abhängigkeit vom Phasenwinkel φ aufgetragen. Die untere Kurve gibt die gemittelten Werte vom Frequenzbereich 2,7 - 4,8 Hz wieder, die obere Kurve die Werte vom Frequenzbereich 5,0 - 8,0 Hz. Die Punkte und Kreise zeigen die aus den Meßwerten gemittelten Daten, und die ausgezogenen bzw. gestrichelten Linien geben die nach Gleichung 4 und 6 errechneten Daten wieder. Die senkrechten Linien geben die Standardabweichung an.

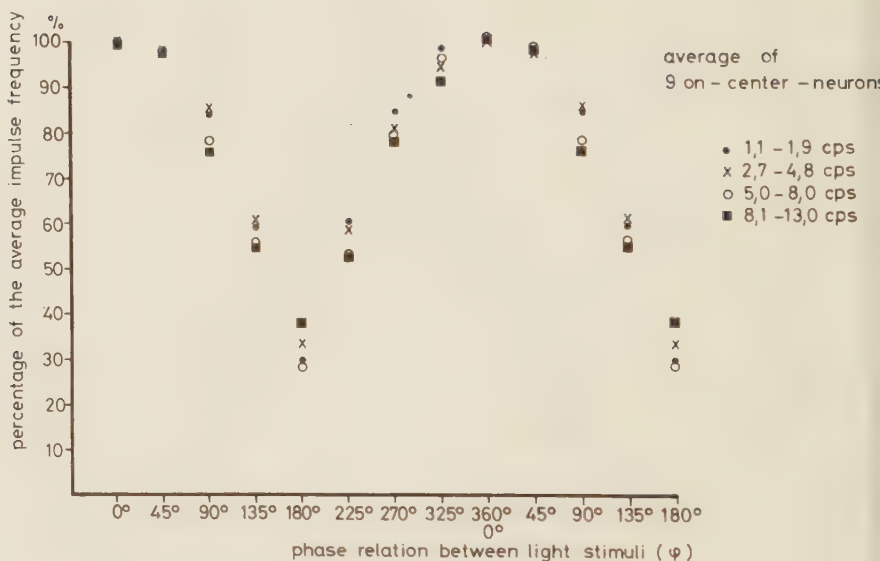


Abb. 16 Die mittlere Entladungsrate ($\bar{R}$) ist von 9 on-Zentrum-Neuronen über 4 verschiedene Frequenzbereiche gemittelt und als relative Entladungsrate gegen den Phasenwinkel φ aufgetragen worden. Die Antwort auf phasensynchrone Reizung ($\varphi = 0^\circ$) wurde gleich 100 % gesetzt.

IV Diskussion

1.) Lineare Summation von direkter Hemmung und Erregung.

Für die Summation von Erregung im rezeptiven Feldzentrum konnte von BÜTTNER und GRÜSSER (1968) und GRÜSSER et al. (1970) ein lineares Verhalten ausgeschlossen werden. Sie fanden, daß man die neuronale Reizantwort (R_{AB}) erhält, indem man die Summe der Einzelantworten ($R_A + R_B$) mit einem Faktor ($b < 1$), der abhängig von der Reizfrequenz und vom Abstand der beiden Punkte voneinander ist, multipliziert.

$$(1) \quad R_{AB} = b \quad (R_A + R_B) \quad [\text{Entladungen} \cdot \text{sec}^{-1}]$$

Bei der Summation von direkter Hemmung und Erregung im rezeptiven Feldzentrum handelt es sich nach unseren Experimenten dagegen um einen linearen Vorgang, solange es sich um Frequenzbereiche unter 20 Hz handelt.

Bei den Berechnungen für ein lineares Modell gingen wir von der Frage aus: Wie summieren sich zwei um den Phasenwinkel φ gegeneinander verschobene Sinus oberhalb einer bestimmten Schwelle? Zur Lösung des Problems machten wir mehrere vereinfachende Annahmen:

1.) Wir vernachlässigten die "Nicht-Linearität erster Art" in der neuronalen Antwort.

2.) Wir nahmen an, daß jeder Reiz eine gleichhohe Entladungsrate erzielt ($R_A = R_B$).

Unter diesen vereinfachenden Voraussetzungen ergab sich für die Summation der beiden phasenverschobenen Sinuskurven folgende Gleichung, bei der die Spontanaktivität zunächst unberücksichtigt blieb:

$$(2) \quad R_{AB}^* = b A [\sin \alpha + \sin (\alpha - \varphi)] [\text{Entladungen} \cdot \text{sec}^{-1}]$$

In dieser Gleichung ist b der Gewichtungsfaktor für die nicht-lineare Summation der Erregung (wir nahmen an, daß b für die ganze Sinusperiode gleich bleibt), und A ist die Amplitude der Reaktion. Der Winkel $\alpha = \omega t$ charakterisiert die Frequenz der sinusförmigen Reizung und φ gibt den Phasenwinkel zwischen den beiden Reizen an.

Die mittlere Entladungsrate ergibt sich als Integral der Gleichung (2). Wir nahmen an, daß die Schwelle genau in der Mitte zwischen dem Maximum der Erregung und dem Minimum der Hemmung lag und berechneten nur den oberhalb der Schwelle liegenden Teil der Funktion R_{AB} . Als Grenzen ergaben sich $+\varphi/2$ und $(\pi + \varphi/2)$:

$$(3) \quad \bar{R}_{AB} = b A \int_{+\varphi/2}^{\pi + \varphi/2} [\sin \alpha + \sin (\alpha - \varphi)] d\alpha ,$$

daraus folgt:

$$(4) \quad \bar{R}_{AB} = 4 b A \cos \varphi/2 + S \quad [\text{Entladungen} \cdot \text{sec}^{-1}]$$

Das Maximum der Summationskurve wird erreicht unter der Bedingung, daß $\alpha = \pi/2 + \varphi/2$ ist. Das Maximum der Antwortkurve ist dann:

$$(5) \quad R_{\max} = b^* A [\sin (\pi/2 + \varphi/2) + \sin (\pi/2 - \varphi/2)]$$

daraus folgt:

$$(6) \quad R_{\max} = 2 b^* A \cos \varphi/2 + S^* \quad [\text{Entladungen} \cdot \text{sec}^{-1}]$$

Die Spontanaktivität wurde in den Gleichungen (4) und (6) als Konstante S bzw. S^* hinzugefügt. Die Werte für S und S^* wurden aus den Reizantworten auf gegenphasische Reize ermittelt, da

diese den Werten der Spontanaktivität entsprachen. S^* ist auf Grund der unter III, 2.2 erwähnten Reaktionsformen b.) und c.) größer als S. Den Faktor b bzw. b^* kann man aus der Antwort für synchrone Reize R_{AB} und den Antworten der Einzelreize R_A und R_B berechnen.

Die mit Hilfe der beiden Gleichungen (4) und (6) errechneten Werte stimmen, wie auf den Abbildungen 4 und 5 zu sehen ist, gut mit unseren Versuchsergebnissen überein. Die Abb. 17 benutzten wir, um zu prüfen, ob diese Übereinstimmung für den gesamten von uns untersuchten Frequenzbereich von 0,5 - 30 Hz zutrifft. Aus der Gleichung (4) leiteten wir die Beziehung

$$\frac{\bar{R}_{90} - \bar{R}_{180}}{\bar{R}_0 - \bar{R}_{180}} = \cos 45^\circ = 0,707 \text{ ab, wobei } \bar{R}_0, \bar{R}_{90} \text{ und } \bar{R}_{180}$$

den mittleren Entladungsraten bei einer Phasenverschiebung von $\varphi = 0^\circ, 90^\circ$ und 180° entsprachen. In Abb. 17 sind die nach dieser Gleichung errechneten Werte in Abhängigkeit von der Frequenz aufgetragen. Im Falle einer linearen Beziehung zwischen Erregung und direkter Hemmung dürfte keine Frequenzabhängigkeit bestehen. Dies trifft nach Abb. 17 nur für den Frequenzbereich von 2 - 20 Hz zu. Im Bereich von 0,5 - 2 Hz zeigt sich eine leichte Abweichung von $\cos 45^\circ$, und bei Frequenzen über 20 Hz ist die Abweichung sehr stark.

Die Abweichung im Bereich von 0,5 - 2 Hz könnte man durch die Asymmetrie der Reaktion in diesem Frequenzbereich erklären, die bei der Aufstellung der Gleichungen unberücksichtigt blieb. Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch in diesem Frequenzbereich eine lineare Summation von direkter Hemmung und Erregung stattfindet. Die starke Abweichung in den hohen Frequenzbereichen könnte dadurch bedingt sein, daß in diesem Frequenzbereich die kritische Flimmerfrequenz (CFF), wie sie von ENROTH (1952) definiert wurde, erreicht wird. Schwellenmechanismen könnten im Bereich der CFF für die Erregung eine

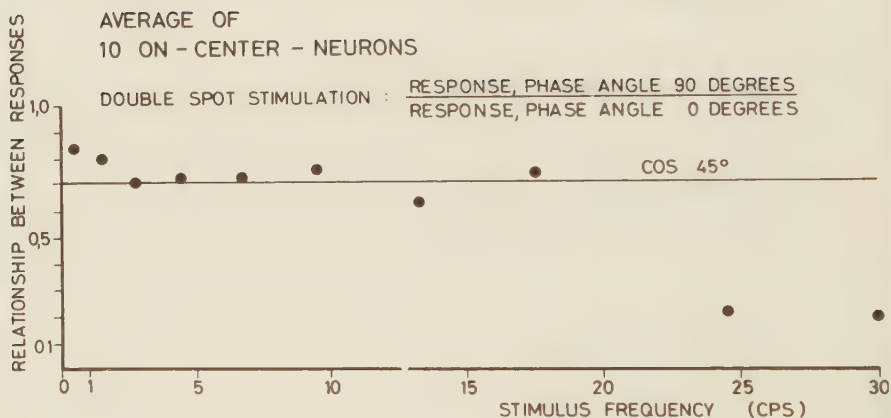


Abb. 17 Der Quotient der mittleren Entladungsrate bei Doppelpunktreizung mit einem Phasenwinkel $\varphi = 90^\circ$ zur mittleren Entladungsrate bei $\varphi = 0^\circ$ wurde berechnet. (Es wurde von 10 on-Zentrum-Neuronen gemittelt.) Die berechneten Werte, die dem $\cos 45^\circ$ entsprechen sollten, sind in Abhängigkeit von der Frequenz aufgetragen. Die Werte bei 24 und 30 Hz zeigen starke Abweichung vom $\cos 45^\circ$.

stärkere Rolle spielen als für die Hemmung. Außerdem ist in diesem Frequenzbereich die Latenzzeit der on-Erregung sehr von der Latenz der off-Hemmung verschieden. ENROTH (1952) und GRÜSSER (1956) erklärten diese Beobachtung als eine der Ursachen für die CFF. In Frequenzbereichen nahe der CFF ist daher unsere Annahme einer linearen Summation von direkter Hemmung und Erregung nicht mehr gültig.

Die Abweichung von einer linearen Beziehung zwischen der off-Hemmung und der on-Erregung in höheren Frequenzbereichen könnte bei den Befunden eine Rolle spielen, die STONE und FABIAN (1968) in ähnlichen Experimenten wie den unseren erhoben haben. Sie projizierten wie wir zwei Lichtpunkte räumlich getrennt in das rezeptive Feldzentrum. Sie verwendeten allerdings Rechtecklichtreize, so daß bei ihren Reizen auch Frequenzanteile über 25 Hz mitgingen. Nachdem die jeweilige Reaktion der beiden Punkte bestimmt worden war, wurde der eine Punkt (Konditionsreiz) belichtet und kurz vor dem Einsetzen des anderen Punktes (Testreiz) ausgeschaltet. Aus der Abnahme der Reaktion des Testreizes schlossen STONE und FABIAN auf die Größe der direkten Hemmung. Sie stellen dabei fest, daß bei konstantem Testreiz die Größe der off-Hemmung proportional zur Größe des vorangehenden Konditionsreizes ist. Umgekehrt ist bei konstantem Konditionsreiz die Hemmung von der Größe des Testreizes abhängig. Aus diesen Versuchen ergibt sich also im Gegensatz zu unseren Experimenten, daß erregende und hemmende Einflüsse nicht linear summiert werden.

Gemäß unserer Annahme, daß Hemmung und Erregung gleichgroß sind und linear summiert werden, müßte bei genau gegenphasischer Reizung eine Reizantwort resultieren, die sich in Höhe und Verteilung nicht von der Spontanaktivität unterscheidet. Wir fanden aber neben diesem Befund auch Ergebnisse, bei denen - trotz annähernd gleicher Reaktion bei Einzelpunktreizung - bei gegenphasischer Reizung pro Sinus eine deutliche Spikegruppe auftrat. Diese Ergebnisse lassen sich vielleicht durch die von ENROTH-CUGELL und ROBSON (1966) beschriebenen

X- und Y-Zellen erklären. Diese beiden Formen von Ganglienzellen konnten von den Autoren sowohl als on- als auch als off-Neurone gefunden werden. Die X-Zellen zeigten, wenn ein sinusförmig in der Leuchtdichte modulierte Streifenmuster so in ihr rezeptives Feld projiziert wurde, daß die Zunahme der Leuchtdichte in der einen Hälfte des rezeptiven Feldzentrums genau der Abnahme der Leuchtdichte in der anderen Hälfte entsprach, keine Änderung der Entladungsrate. Die Y-Zellen zeigten dagegen bei jeder Position des Streifenmusters eine Änderung der Entladungsrate. Unsere Befunde, bei denen gegenphasische Reizung ein der Spontanaktivität entsprechendes Entladungsmuster hervorrief, lassen sich möglicherweise den X-Zellen zuordnen, während die Y-Zellen eine Erklärungsmöglichkeit für die anderen Befunde bieten, bei denen deutliche Spikegruppen auftraten.

2.) Lokalisation der direkten Hemmung

Unsere Ergebnisse lassen sich am besten durch die Annahme je eines vertikalen Kanals für Erregung und direkte Hemmung erklären. Da bei Ableitungen von Rezeptoren der Säugetiere bisher nur einheitliche Reaktionen (Hyperpolarisation bei Licht-an) gefunden wurden, ist es bislang naheliegender anzunehmen, daß die Differenzierung in Hemmung und Erregung in der nächsten, also Bipolarzellschicht, erfolgt. Von BROWN und WIESEL (1959) wurden bei Ableitungen der inneren Körnerschicht (der Bipolarzellschicht) Zellen, die durch "Licht-aus" und andere, die durch "Licht-an" aktiviert wurden, gefunden. Da die Elektrodenposition bei diesen Registrierungen anschließend nicht histologisch verifiziert wurde, muß allerdings offenbleiben, ob es sich hierbei nicht um versprengte Ganglienzellen, sog. Dogielzellen, handelte. Von diesen on- und off-Bipolaren könnten direkt an der Ganglienzellmembran hemmende bzw. erregende Einflüsse ausgelöst werden. WIESEL (1965) registrierte bei intrazellulärer Ableitung von Ganglienzellen bei "Licht-aus" im Feldzentrum auch hyperpolarisierende Potentiale, so daß eine direkte postsynaptische Hemmung durch off-Bipolare

möglich erscheint.

WERBLIN (1970) fand bei intrazellulären Ableitungen in der Retina des Furchenmolches (*necturus maculosus*) on- und off-Bipolare, die wie die Ganglienzellen eine Zentrum-Peripherie Struktur aufwiesen. Er kam bei Größenbestimmungen dieser rezeptiven Felder mit einem durch das Feld wandernden Punkt auf eine Feldzentrumsgröße von etwa 300 μ , was ungefähr der auf die gleiche Weise bestimmten Feldgröße der Ganglienzellen entsprach. Aus diesen Beobachtungen könnte man entnehmen, daß möglicherweise, zumindestens beim Furchenmolch, schon vor der Bipolarzellschicht eine Differenzierung in hemmende und erregende Einflüsse erfolgt.

Zusammenfassung

1.) Vom tractus opticus hell adaptierter Katzen wurden mit Wolframmikroelektroden Aktionspotentiale stereotaktisch abgeleitet. Zwei kleine Lichtpunkte von $0,22^\circ$ Durchmesser und einem horizontalen Abstand von $0,15^\circ$ wurden in das rezeptive Feldzentrum von on-Zentrum Neuronen projiziert, deren Felder im Bereich der area centralis oder paracentralis gelegen waren. Die Leuchtdichte der beiden Lichtpunkte wurde sinusförmig moduliert (0,5 - 30 Hz). Der Phasenwinkel φ zwischen den beiden Lichtreizen wurde in 8 Stufen zwischen 0 und 360° variiert. Die Daten wurden auf Magnetbändern registriert und mit einem Digitalrechner quantitativ analysiert.

2.) Bei synchronem Phasenwinkel der beiden Sinuslichtreize ($\varphi = 0^\circ$) war es möglich, die Summation von Erregungen im rezeptiven Feldzentrum zu untersuchen. Bei einem Phasenwinkel $\varphi > 0^\circ$ konnten wir andererseits den Einfluß der "Lichtaus"-Hemmung auf eine gleichzeitig durch den anderen Punkt hervorgerufene "Licht-an"-Erregung messen. Es zeigte sich, daß sowohl die mittlere Entladungsrate ($\bar{R}$) als auch die maximale Entladungsrate ($R_{\max}$) mit von 0 bis 180° zunehmendem Phasenwinkel φ abnahmen. Wir konnten zwei Gleichungen zur Berechnung von $\bar{R}$ und $R_{\max}$ aufstellen (Gl. 4 und 6). Gute Übereinstimmung zwischen den errechneten und den gemessenen Werten wurde gefunden. Die neuronale Antwort war nach den Gleichungen vom $\cos \varphi/2$ abhängig.

3.) Bei der Untersuchung der Frequenzeigenschaften zeigte sich, daß die mittlere neuronale Aktivierung von der Sinusfrequenz abhängig war. Die Beziehung zwischen dem $\cos \varphi/2$ und $\bar{R}$ bzw. $R_{\max}$ wies dagegen im Frequenzbereich von 2 - 20 Hz keine Abhängigkeit von der Frequenz auf. Wir schlossen, daß in diesem Frequenzbereich on-excitatorische und off-inhibitorische Prozesse linear summiert werden. Der Amplituden- und Phasenfrequenzgang der off-Inhibition weicht in diesem Frequenzbereich nicht signifikant von dem der on-Excitation ab.

Die Summation der excitatorischen Prozesse im Feldzentrum ist im Gegensatz zu der linearen Summation von off-Hemmung und on-Erregung nicht linear. In die Gleichungen (4 und 6) ging diese Nichtlinearität als Gewichtungsfaktor (b) ein.

4.) Durch die beiden Gleichungen (4 und 6) konnte der Bereich von 0,5 bis 2 Hz nicht beschrieben werden, da in diesem Frequenzbereich die "Nicht-Linearität erster Art", d.h. die Asymmetrie der Reaktion, eine starke Rolle spielt. Die Asymmetrie wurde bei der Aufstellung der Gleichungen nicht berücksichtigt. Es ist trotzdem möglich, daß auch in diesem Frequenzbereich lineare Summation von off-Hemmung und on-Erregung stattfindet. Für Reizfrequenzen über 20 Hz hat das lineare Modell dagegen keine Gültigkeit mehr. In diesem Frequenzbereich ändern sich die Phasenbeziehungen zwischen on-Excitation und off-Inhibition. Unterschiedliche Schwellenmechanismen für on-Erregung und off-Hemmung können eine Ursache für die nicht-lineare Summation der beiden Prozesse sein.

L i t e r a t u r

BROWN, K.T. and WIESEL, T.N.:

Intraretinal recording with micropipette electrodes in the intact cat eye.

J. Physiol. 149, 537-562 (1959)

BÜTTNER, U. und GRÜSSER, O.-J.:

Zeitliche und räumliche Einflüsse auf die Erregungsintegration im rezeptiven Feld retinaler Neurone der Katze.

Pflüg. Arch. 291, 88 (1966)

BÜTTNER, U. und GRÜSSER, O.-J.:

Quantitative Untersuchungen der räumlichen Erregungssummation im rezeptiven Feld retinaler Neurone der Katze. I. Reizung mit 2 synchronen Lichtpunkten.

Kybernetik 4, 81-94 (1968)

BÜTTNER, U. und SCHWANZ, E.:

Die Erregungsintegration im rezeptiven Feld retinaler Neurone der Katze.

Pflüg. Arch. 289, R 62 (1966)

ENROTH, Ch.:

The mechanism of flicker and fusion studied on single retinal elements in the dark adapted eye of the cat.

Acta Physiol. scand. 27, Suppl. 100, 1-67 (1952)

ENROTH-CUGELL, Ch. and ROBSON, J.:

The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat.

J. Physiol. 187, 517-552 (1966)

FUKADA, Y., MOTOKAWA, K., NORTON, A.C. and TASAKI, K.:

Functional significance of conduction velocity
in the transfer of flicker information in the
optic nerve of the cat.

J. Neurophysiol. 29, 698-714 (1966)

GRANIT, R.:

Stimulus intensity in relation to excitation and
pre- and post-excitatory inhibition in isolated
elements of mammalian retinae.

J. Physiol. (Lond.) 103, 103-118 (1944)

GRANIT, R.:

Sensory mechanisms of the retina, p. 412
London: Oxford University Press (1947)

GRANIT, R.:

The organization of the vertebrate retinal
elements.

Ergebn. Physiol. 46, 31-70 (1950)

GRÜSSER, O.-J.:

Reaktionen einzelner corticaler und retinaler
Neurone der Katze auf Flimmerlicht und ihre
Beziehungen zur subjektiven Sinnesphysiologie.
Diss. Freiburg (1956)

GRÜSSER, O.-J., SCHAIBLE, D. and VIERKANT, J.:

A quantitative analysis of the spatial summation
within the receptive field centers of retinal
neurons.

Pflüg. Arch. ges. Physiol. 319, 101-121 (1970)

GRÜSSER, O.-J. und CREUTZFELDT, O.:

Eine neurophysiologische Grundlage des Brücke-Bartley-Effektes: Maxima der Impulsfrequenz retinaler und corticaler Neurone bei Flimmerlicht mittlerer Frequenzen.

Pflüg. Arch. ges. Physiol. 263, 668-681 (1957)

GRÜSSER, O.-J., HELLNER, K.A. und GRÜSSER-CORNEHLS, U.:

Die Informationsübertragung im afferenten visuellen System.

Kybernetik 1, 175-192 (1962)

HARTLINE, H.K.:

The response of single optic nerve fibres of the vertebrate eye to illumination of the retina.

Amer. J. Physiol. 121, 400-415 (1938)

HUBEL, D.H.:

Tungsten microelectrode for recording from single units.

Science 125, 549-550 (1957)

KUFFLER, W.S.:

Discharge patterns and functional organization of mammalian retina.

J. Neurophysiol. 16, 37-68 (1953)

RACKENSPERGER, W. und GRÜSSER, O.-J.:

Sinuslichtreizung der rezeptiven Felder einzelner Retinaneurone.

Experientia (Basel) 22, 192 (1966)

REIDEMEISTER, Ch. und GRÜSSER, O.-J.:

Flimmerlichtuntersuchungen an der Katzenretina I. und II.

Z. Biol. 111, 241-253 und 254-270 (1959)

STONE, J. and FABIAN, M.:

Summing properties of the cat's retinal
ganglion cell.

Vis. Res. 8, 1023-1040 (1968)

WERBLIN, F.S.:

Response of retinal cells to moving spots:
intracellular recording in necturus maculosus.

J. Neurophysiol. 33, 342-350 (1970)

WIESEL, T.N.:

Recording inhibition and excitation in the
cat's retinal ganglion cells with intracellular
electrodes.

Nature (Lond.) 183, 264-265 (1965)

Meinem Doktorvater, Herrn Prof. Dr. O.-J. Grüsser, möchte ich dafür danken, daß ich während der Zeit des Entstehens dieser Arbeit immer mit seinem Rat und seiner Hilfe rechnen konnte.

Meinem Bruder, Ulrich Büttner, danke ich für die gute und erfolgreiche Zusammenarbeit und Frau Jutta Glathe-Vierkant für die Unterstützung bei der Auswertung mit dem Computer. Fräulein R. Sasowski und Fräulein U. Waege danke ich für die sorgfältige Präparation der Katzen.

Lebenslauf

Am 3.4.1944 wurde ich in Hahnenklee-Bockswiese als Tochter des Nervenarztes Dr. med. Reimund Büttner und seiner Ehefrau Lotte, geb. Somogyvar, geboren. Ich wuchs in Celle auf, wo ich Ostern 1950 eingeschult wurde. An der Kaiserin-Auguste-Viktoria-Schule, einem neu sprachlichen und mathematisch-naturwissenschaftlichen Gymnasium für Mädchen, bestand ich im Frühjahr 1963 die Reifeprüfung.

Anschließend lebte ich für ein Jahr in Lyon, wo ich französische Sprachkurse besuchte. Im Sommersemester 1964 begann ich in Berlin mit dem Medizinstudium. Im Frühjahr 1967 legte ich dort die ärztliche Vorprüfung ab. Zum Sommersemester 1969 ging ich nach Göttingen, wo ich im Dezember 1970 das medizinische Staatsexamen bestand. Seit dem 1.1.1971 bin ich als Medizinalassistentin im Physiologischen Institut der Freien Universität Berlin in der Abteilung von Prof. Dr. O.-J. Grüsser tätig.

